

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Tereza Pevná

Fragmentace a homogenizace lesních společenstev v městském prostředí
Fragmentation and homogenization of forest communities in urban areas

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jaroslav Vojta, PhD.

Praha, 2014

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15.8.2014

.....
Tereza Pevná

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat vedoucím práce Mgr. Jaroslavu Vojtovi PhD. za vedení práce, cenné rady a připomínky k práci. Dále bych chtěla poděkovat celé své rodině za podporu při psaní této práce.

Fragmentace a homogenizace lesních společenstev v městském prostředí

Abstrakt

Bakalářská práce se zabývá problematikou fragmentace a homogenizace lesních společenstev v urbanizovaném prostředí. Fragmentace biotopu může být přirozená i antropogenní. V současné době hlavní příčinou fragmentace biotopu je lidská činnost. Mezi nejzávažnější příčiny patří urbanizace. Jeden z mála důsledků, ovšem pro biodiverzitu fragmentovaného biotopu velmi podstatný, je vymírání druhů. K vymírání druhů ve fragmentovaném biotopu nemusí docházet okamžitě. Ve fragmentovaném biotopu může docházet k vymírání druhů s určitým časovým zpožděním. S úbytkem druhů ve fragmentovaném biotopu souvisí další skutečnost. Ve fragmentovaném biotopu může docházet k biotické homogenizaci. Biotická homogenizace je výrazná a dobře pozorovatelná právě v urbanizovaných místech.

Klíčová slova: fragmentace, homogenizace, extinction debt, urbanizované oblasti

Fragmentation and homogenization of forest communities in urban areas

Abstract

This bachelor thesis deals with issue of fragmentation and homogenization of forest communities in urban areas. The habitat fragmentation could be natural or anthropogenic. The main cause of the habitat fragmentation is currently human activity. We can count urbanization among the most significant of these activities. The extinction is one of the few effects, which is however very significant for the biodiversity of the fragmented habitat. The extinction of species in the fragmented habitat does not necessarily occur immediately. In the fragmented habitat, a decrease in the number of species can take place with some delay. There is another fact connected to the extinction in the fragmented habitat. The biotic homogenization can also occur in the fragmented habitat. The biotic homogenization is distinctive and easily observable particularly in urbanized area.

Key words: fragmentation, homogenization, extinction debt, urban areas

Obsah

1	Úvod.....	6
2	Fragmentace.....	7
2.1	Pojem fragmentace	7
2.2	Příčiny fragmentace.....	8
2.3	Dopady fragmentace.....	9
2.4	Fragmentace lesů	12
2.4.1	Snížování celkové plochy lesa a narušování kontinuity lesa	12
2.4.2	Místa s větší kontinuitou lesních společenstev	13
2.4.3	Vliv rozšiřování měst na fragmentaci lesa.....	13
2.5	Shrnutí	14
3	Extinction debt.....	15
3.1	Reakce krátkověkých a dlouhověkých organismů na změny biotopu.....	17
3.2	Citlivost rostlin na změny biotopu.....	17
3.3	Extinction debt v boreálních lesích.....	18
3.4	Měření extinction debt.....	18
3.5	Shrnutí	19
4	Biotická homogenizace.....	21
4.1	Pojem biotická homogenizace.....	21
4.1.1	Zavlečený druh.....	22
4.1.2	Archeofyta a neofyta.....	22
4.2	Diferenciace.....	22
4.3	Typy biotické homogenizace	23
4.3.1	Genetická homogenizace	24
4.3.2	Taxonomická homogenizace.....	24
4.3.3	Funkční homogenizace	24
4.4	Příčiny homogenizace.....	25
4.5	Závislost biotické homogenizace na ekologických a biologických vlastnostech druhů... 25	
4.6	Vývoj nepůvodních druhů v evropské městské flóře v závislosti na době zavlečení..... 26	
4.7	Shrnutí	27
5	Urbanizace	28
6	Závěr	30
7	Použitá literatura	32
8	Seznam obrázků	36

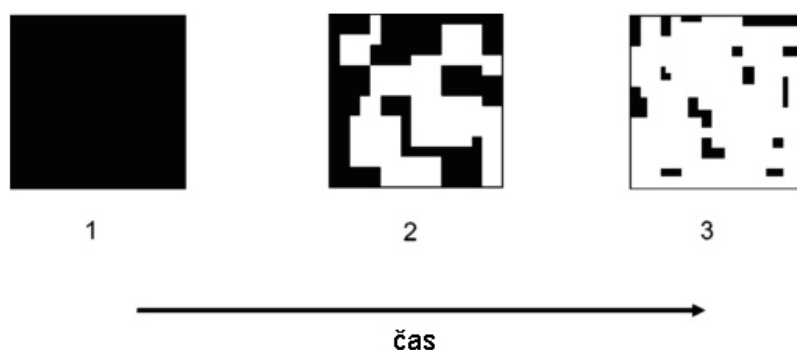
1 Úvod

Krajina je v dnešní době velmi ovlivňována lidskou činností. Jednotlivé biotopy musí čelit silnému lidskému tlaku. Způsoby jakými se vyrovnávají s těmito vnějšími nepřírozenými tlaky jsou různé. Tato bakalářská práce se zabývá jedním z problémů současné krajiny, rozebírá fragmentace biotopů a její důsledky. K fragmentaci biotopů může docházet buď přirozeně, nebo může být způsobena lidskými činnostmi. Reakce biotopů na fragmentaci jsou různé. Na biodiverzitu biotopu má však fragmentace většinou negativní dopad. Ve fragmentovaných biotopech vzniká tzv. extinction debt a v důsledku fragmentace dochází k výslednému snížení diverzity druhů. Jedna z nejzávažnějších příčin fragmentace způsobená lidmi je urbanizace. V současnosti dochází k velmi silné fragmentaci krajiny v okolí měst. Nejenže fragmentace biotopu snižuje samotnou diverzitu druhů ale v kombinaci s urbanizací ještě druhotně podporuje biotickou homogenizaci. V urbanizovaném prostředí je biotická homogenizace silně podporována introdukcí druhů.

2 Fragmentace

2.1 Pojem fragmentace

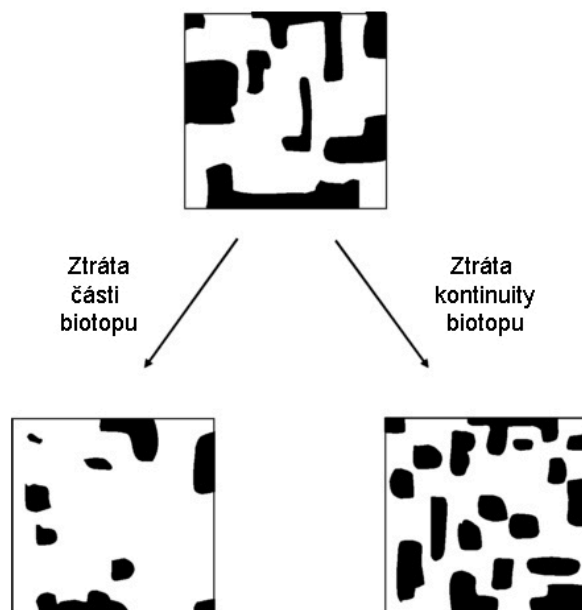
Fragmentace biotopu je běžně definována jako proces v krajině měřítka zahrnující jak ztráty biotopů nebo jejich částí, tak i jejich rozpad (Fahrig, 2003). Jiná, také běžně užívaná definice ze studie Wilcove, McLellan, & Dobson (1986) říká, že fragmentace biotopu je proces, během kterého je velká rozloha lokality transformována do několika menších plošek, menší celkové plochy, izolované od sebe navzájem krajinou maticí (obr. 1).



Obrázek 1: Proces fragmentace biotopu. Velká rozloha biotopu je transformována do několika menších plošek menší celkové plochy, izolované od sebe krajinou maticí. Černé oblasti představují biotop a bílé oblasti představují krajinou maticí (Fahrig, 2003).

Výsledky empirických studií fragmentace biotopů je často obtížné interpretovat. Jedním z důvodů je například fakt, že většina vědců měří fragmentaci způsoby, které nerozlišují mezi ztrátou části biotopu a ztrátou kontinuity biotopu (obr. 2), (Ewers & Didham, 2006; Fahrig, 2003).

Empirické studie naznačují, že ztráta částí biotopu má velké negativní účinky na biodiverzitu. Ztráta kontinuity biotopu má mnohem slabší účinky na biodiverzitu. Tyto účinky mohou být se stejnou pravděpodobností jak pozitivní, tak negativní. Pro správnou interpretaci vlivu fragmentace biotopu na biodiverzitu by musely být účinky těchto dvou složek fragmentace měřeny nezávisle, což ovšem není možné (Fahrig, 2003).



Obrázek 2: Ztráta částí biotopu i ztráta kontinuity biotopu má za následek menší plošky. Proto samotná velikost plošky není jednoznačné měřítko k určování množství částí biotopu nebo fragmentace biotopu samotného (Fahrig, 2003).

2.2 Příčiny fragmentace

Fragmentace biotopů není způsobena pouze antropogenní činností (Ewers & Didham, 2006). Přirozeně fragmentovaných biotopů můžeme nalézt na celém světě velké množství (Watson, 2002). Bezprostřední příčiny fragmentace biotopů odráží jejich typické geografické umístění (Riitters, Coulston, & Wickham, 2012). Příkladem přirozeně fragmentovaných systémů jsou vysokohorská prostředí, která se vyskytují jako malé ostrůvky biotopů oddělených maticí subalpínských a nížinných stupňů (Burkey, 1995), říční systémy, které jsou izolovány od sebe pozemními a pobřežními mořskými biotopy (Fagan, 2002) nebo naopak suchozemské biotopy, které jsou od sebe odděleny říčním tokem (Riitters et al., 2012), dále také skály v alpských pastvinách (Leisham & Jamieson, 2002).

Větší obavy ale způsobují pozorované fragmentace zapříčiněné antropogenními činnostmi, a to i v přirozeně fragmentovaných lesních společenstvech. Antropogenní činnosti jsou považovány za jednu z hlavních příčin fragmentace biotopů. V první řadě mezi takovéto antropogenní činnosti řadíme rozvoj měst. Městský rozvoj je v současné době hlavní hnací silou využívání půdy a změn krajinného pokryvu. Mezi další prokázané antropogenní příčiny fragmentace patří zemědělství a těžba lesa (Riitters et al., 2012).

2.3 Dopady fragmentace

Dopady fragmentace se určují podle změn biotopu, vytvořením nových hranic biotopu a s nimi spojeného okrajového efektu a izolací jednotlivých fragmentů. Intenzita každého z těchto faktorů se projeví na změnách tvaru zbytkových ploch v oblasti a struktuře okolní matice (Ewers & Didham, 2006).

Z uvedené Wilcovovy et al. (1986) definice fragmentace biotopu vyplývají čtyři základní dopady procesu fragmentace biotopu na pattern:

- zmenšení celkové velikosti biotopu,
- zvýšení počtu plošek,
- zmenšení velikosti plošek,
- zvýšení izolaci plošek.

Tyto čtyři efekty tvoří základ většiny kvantitativních měřítek fragmentace biotopů. Míra fragmentace se ale značně liší. Některé biotopy mohou vykazovat pouze jeden efekt, zatímco na jiných můžeme zaznamenat dva, tři nebo i všechny čtyři efekty najednou (Fahrig, 2003).

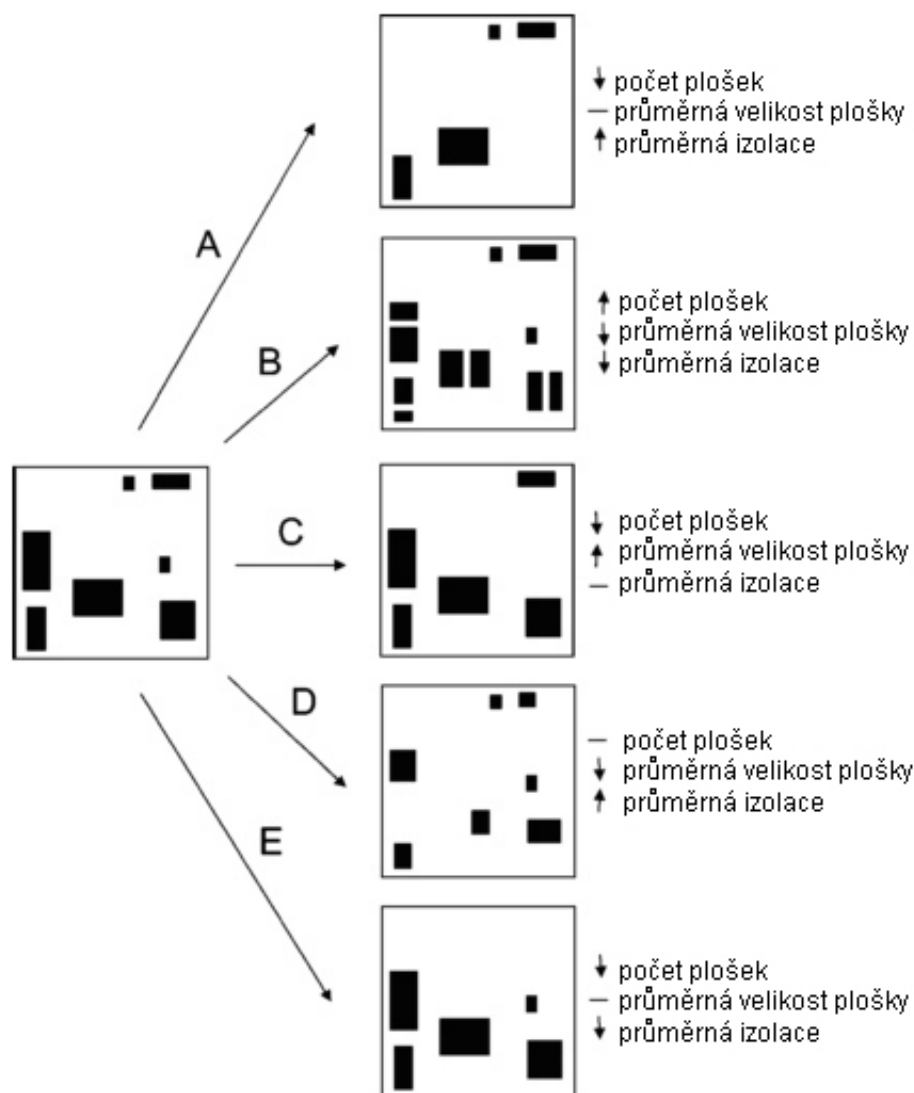
Nejvíce viditelný důsledek fragmentace je odstranění částí biotopu – tedy zmenšení celkové velikosti biotopu. Fahrig (2003) ve své práci odůvodňuje, proč se v případě výskytu pouze tohoto důsledku nepoužívá například spojení „ztráta částí biotopu“: Když ekologové použijí termín fragmentace, slovo evokuje více než odstranění částí biotopů – „fragmentace je proces, při kterém ničení biotopu způsobuje nejen ztrátu velikosti biotopu, ale i vytvoření malých izolovaných plošek, které často mění vlastnosti zbývajících částí biotopu“ (Harrison & Bruna, 1999).

Části biotopů mohou být odstraněny z krajiny mnoha různými způsoby. Následkem toho může vzniknout mnoho různých prostorových pattern. Tento jev je graficky znázorněn na obrázku 3 (Fahrig, 2003).

Dalším z jmenovaných důsledků fragmentace biotopu je izolace fragmentů v prostoru a čase. Izolace plošek znesnadňuje migraci organismů. Disperzní síly jedinců musí překonat nově vzniklou nebo větší bariéru, která odděluje vhodné fragmenty biotopu od sebe navzájem (Ewers & Didham, 2006).

Extrémní příklad tohoto jevu zkoumali Bhattacharya, Primack & Gerwein (2003), kteří zjistili, že dva druhy čmeláků by málokdy přeletěly silnici nebo železnici navzdory

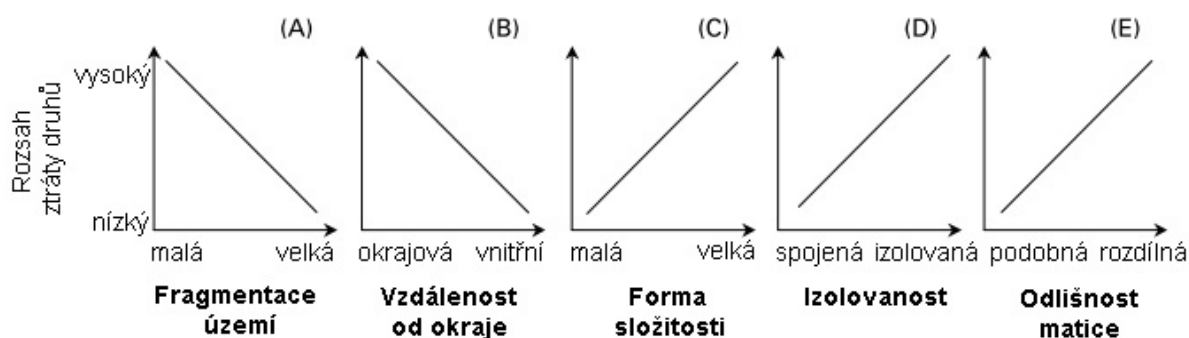
přítomnosti vhodného prostředí, které bylo v dosahu doletu. Záleží ale pouze na druzích a jejich vlastnostech, jakým způsobem reagují na izolaci malých plošek (Ewers & Didham, 2006).



Obrázek 3: Ilustrace ztráty přirozeného prostředí. Očekávané dopady fragmentace biotopů jsou: (a) zvýšení počtu plošek, (b) zmenšení průměrné velikosti plošek, (c) zvýšení průměrné izolace plošky. Aktuální změny jsou označeny šipkami (Fahrig, 2003).

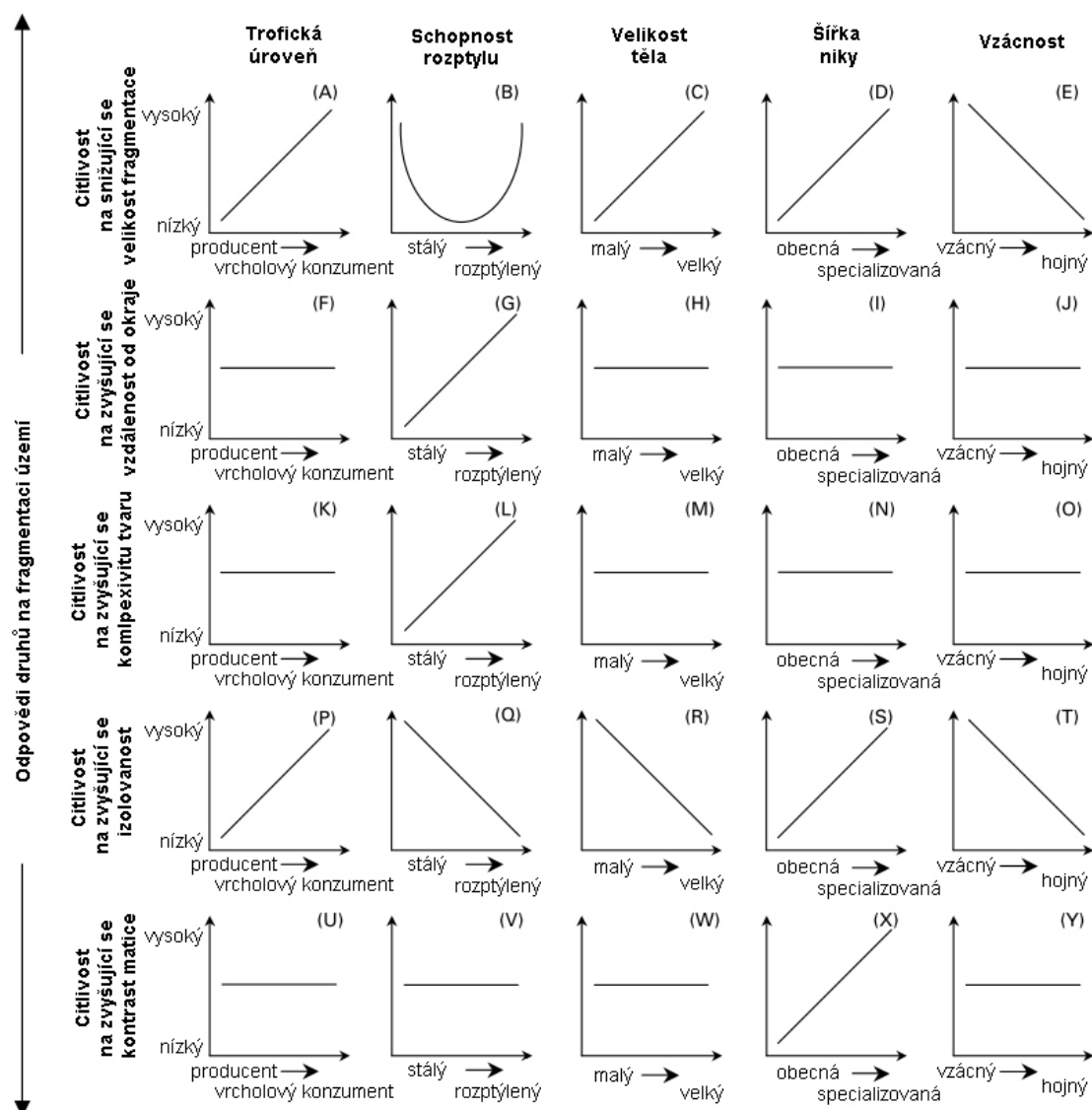
V průběhu fragmentace biotopu dochází k okamžitým i časově zpožděným ztrátám druhů na různých trofických úrovních (Krauss et al., 2010). Účinky fragmentace, které dohromady popisují prostorové atributy jednotlivých plošek ve fragmentované krajině, jsou

obvyčejně rozděleny do pěti kategorií. Těchto pět kategorií v závislosti na rozsahu ztrát druhů vyjadřují grafy ze studie Ewerse & Didhama (2006). Ukazují rozsah ztrát druhů biotopu v závislosti na velikosti fragmentu (obr. 4A), vzdálenosti od jeho okraje (obr. 4B), složitosti tvaru fragmentu (obr. 4C), izolaci fragmentu (obr. 4D) a odlišnosti okolních plošek (obr. 4E), (Ewers & Didham, 2006).



Obrázek 4: Předpokládané reakce druhového bohatství na změny pěti hlavních prostorových atributů fragmentů biotopů (Ewers & Didham, 2006).

Způsob odpovědi jednotlivých druhů na fragmentaci biotopů se řídí jejich vlastnostmi. Druhy, které jsou velmi citlivé k fragmentaci, jsou typicky charakterizovány větší velikostí těla (obr. 5C), nízkou mobilitou (obr. 5Q), vysokou trofickou úrovní (obr. 5A, 5P), vysoce specializovanou nikou (obr. 5D, 5S, 5X) a nízkou pre-fragmentační hojností druhu (obr. 5E, 5T). Synergie mezi těmito rysy vedou k větší zranitelnosti druhů s kombinací těchto vlastností v silně fragmentované krajině. (Ewers & Didham, 2006).



Obrázek 5: Předpokládané reakce druhů na základě jejich vlastností na pět hlavních prostorových atributů fragmentace biotopů (Ewers & Didham, 2006).

2.4 Fragmentace lesů

2.4.1 Snižování celkové plochy lesa a narušování kontinuity lesa

Celková plocha lesního společenství je důležitým faktorem, který určuje riziko degradace společenstva, jeho budoucí fragmentaci. Studie Riitterse et al. (2012) ve východní části Spojených států Amerických ukazuje, že dochází buď ke snížení celkové plochy lesních společenstev, nebo ke snížení procenta neporušeného lesa – snižuje se kontinuita lesa. Ke stejnému závěru dochází i Iida & Nakashizuka (1995) ve své studii věnující se urbanizaci Tokia. Fragmentované menší plochy podléhají ve větší míře změnám diverzity pod vlivem okrajového efektu a invazivních druhů. Změny diverzity mohou následně vést k lokálnímu

vymření druhů nebo k homogenizaci lesních společenstev v širších prostorových měřítcích, což následně snižuje hodnoty biodiverzity v lesích. Mezi zkoumanými skupinami lesů měla fragmentace mnohem větší význam u ploch s větším množstvím lesů než na plochách s menší hustotou lesů (Riitters et al., 2012).

2.4.2 Místa s větší kontinuitou lesních společenstev

Dostupnost prostředí vysvětluje většinu rozdílů současné fragmentace mezi lesními společenstvy. Lesní společenstva, která vykazují největší procento neporušeného lesa, jsou soustředěna v nepřístupných místech jako jsou strmé svahy a hydrické půdy (Riitters et al., 2012).

Podobně jako Riitters et al. (2012) dochází i Iida & Nakashizuka (1995) k závěru, že lesy mají tendenci zůstat v kopcovitých oblastech s vysokou topografickou variabilitou, které nejsou vhodné pro jiný typ využití krajiny. Lesy zůstávají na strmých svazích nebo v oblastech, které nejsou vhodné pro využití v zemědělství (Iida & Nakashizuka, 1995).

Tato tvrzení podporuje i studie Benneta a Saunderse (2010), kteří dochází k všeobecnějšímu závěru, že změna krajiny není náhodná, nepřiměřená změna se obvykle vyskytuje v rovinatějších oblastech, v nižších nadmořských výškách a na úrodnějších půdách (Bennett & Saunders, 2010).

2.4.3 Vliv rozšiřování měst na fragmentaci lesa

Rozvoj měst v současné době vyúsťuje v široké odlesňování a fragmentaci lesů. Jak Miller (2012) uvádí ve své studii, zabývající se urbanizací Atlanty (USA), umožnění jedincům žít na krajích města způsobuje převedení zalesněných oblastí na předměstí. Nízká hustota bydlení mezi fragmenty dříve soudržných lesů proniká do stále vzdálenějších oblastí od města. Zástavba se rozšiřuje dále do lesů, s časem mizí dřívější fragmenty lesa v bližším okolí města a lesní plochy jsou stále více fragmentovány. Zvyšuje se množství komunikací a staveb v okolí města. To vše má negativní důsledky na biodiverzitu lesů v příměstských oblastech měst (Miller, 2012).

Rozsah fragmentace se mění v závislosti na změně využití krajiny a vzdálenosti od města. Podle závěrů studie Iidy & Nakashizuky (1995) v místech bližších městu pokleslo množství zalesněné plochy mnohem více než v oblastech vzdálenějších. Většina ztracené lesní půdy je nahrazena obytnými oblastmi nebo továrnami. Místa s větším podílem

zalesněných ploch jsou daleko od velkých měst. Těchto zalesněných ploch ubývá pomaleji než zalesněných ploch v blízkosti velkých měst (Iida & Nakashizuka, 1995).

2.5 Shrnutí

K fragmentaci biotopů nedochází v izolaci od ostatních hrozeb biodiverzity. Synergické interakce mezi více faktory zapříčiňujícími ztrátu biodiverzity mohou zvýšit negativní dopady fragmentace. Populace na zbytcích biotopů jsou náchylné na lidské zásahy, požáry a invaze nepůvodních druhů (Ewers & Didham, 2006).

Podstatné otázky zůstávají zatím stále nezodpovězeny. Jaké jsou dlouhodobé důsledky fragmentace biotopů? Dají se předvídat a zmírňovat dopady fragmentace biotopů v budoucnu (Ewers & Didham, 2006)?

3 Extinction debt

Po celém světě rostou obavy ze snižování biodiverzity (Krauss et al., 2010). Jednou z hlavních příčin ztrát druhů je ničení biotopů a jejich fragmentace. Míra vymírání by mohla být zvýšena i v důsledku jiných příčin, jako je například invaze nepůvodních druhů, globální změny klimatu či zhoršování kvality biotopů (Sala et al., 2000; D. Tilman et al., 2001).

Odstranění části biotopu a fragmentace jsou okamžitě viditelné a nápadné změny ve struktuře krajiny. Plné důsledky těchto změn se však projevují v biotopu ještě mnoho let. Malé lokální populace zvířat klesají brzy po ztrátě biotopu. Naopak dlouhověké organismy, jako jsou stromy, mohou na stanovišti přetrvávat ještě po mnohá desetiletí než z krajiny vymizí (Bennett & Saunders, 2010). Myšlenka, že druhy mohou změnu biotopu zpočátku přežít, ale později bez dalších úprav biotopu zaniknout, má dlouhou historii (Kuussaari et al., 2009). Poprvé byla tato myšlenka vyslovena v knize *The theory of Island Biogeography* (MacArthur et al., 1967).

Vymírání se často projevuje až s určitým časovým zpožděním od narušení biotopu. Populace žijící na pokraji svého prahu vyhynutí mohou přežívat dlouhá časová období před tím, než na daném místě vyhynou zcela (Brooks, Pimm, & Oyugi, 1999; Hanski & Ovaskainen, 2002; Lindborg & Eriksson, 2004). Tato časová prodleva vyhynutí se nazývá *relaxation time* (Diamond, 1972). Výraz *relaxation time* je přesněji definován jako doba, na jejímž konci dojde k vymření některých druhů, což zajistí novou rovnováhu narušeného biotopu druhům zbylým (Kuussaari et al., 2009). Jinak je také *relaxation time* označován jako zpoždění očekávaného vymírání druhů po ztrátě biotopu (Diamond, 1972). Některé populace tedy za tento čas v narušeném prostředí naleznou novou rovnováhu a některým populacím se nepodaří zvýšit počet jedinců v populaci nad práh vymření a konci tohoto časového období populace vymřou (Kuussaari et al., 2009).

Počet existujících druhů ve fragmentovaných a degradovaných biotopech v určitém okamžiku, u kterých se předpokládá, že za čas vyhynou (počet jedinců v populaci se dostatečně nenavýší nad práh vymření), se nazývá *extinction debt* (Hanski & Ovaskainen, 2002; Kuussaari et al., 2009; David Tilman, May, Lehman, & Nowak, 1994). Jinak je také *extinction debt* charakterizován jako rozdíl mezi počtem druhů, které zbydou po narušení či ztrátě biotopu, a novou teoretickou rovnováhou biotopu (Hanski & Ovaskainen, 2002).

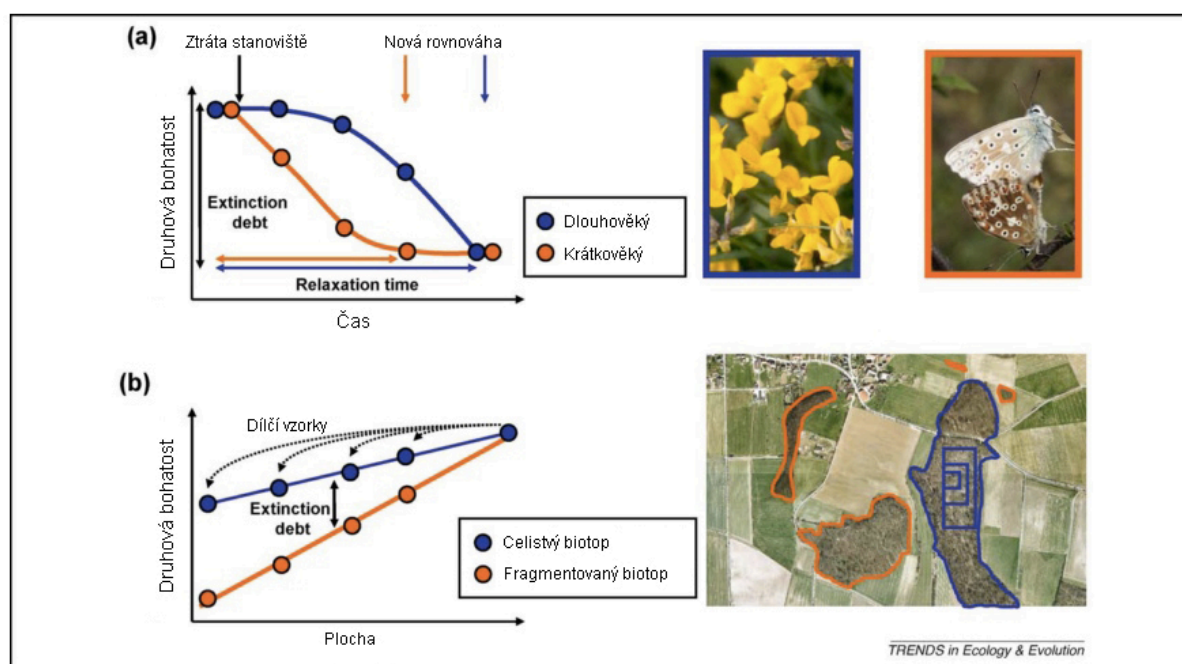
Pro dlouhodobé přežívání metapopulace musí síť fragmentů biotopu splňovat určité podmínky, co se týče počtu, velikosti a prostorového uspořádání fragmentů. Vliv struktury

krajiny na podmínky prahu vymírání lze měřit pomocí tzv. metapopulační kapacity, kterou je možno vypočítat pro skutečně fragmentované krajiny (Hanski & Ovaskainen, 2002).

Ztráta biotopu a fragmentace snižuje metapopulační kapacitu krajiny. Pro některé druhy je tak málo pravděpodobné, že dokáží dosáhnout prahu udržitelnosti populace. Není-li tato podmínka splněna, očekává se, že metapopulace vyhynou (Hanski & Ovaskainen, 2002).

Extinction debt je obzvláště velký ve společenství druhů, ve kterém mnoho druhů žije po ztrátě přirozeného prostředí těsně pod okrajem prahu vyhynutí. Relaxation time metapopulace je u těchto druhů obzvláště dlouhý. Důsledkem je, že v krajinách, ve kterých se v poslední době vyskytly značné ztráty biotopů a fragmentace, se očekává, že ukazují přechodný nadbytek vzácných druhů, což představuje dosud přehlížený extinction debt (Hanski & Ovaskainen, 2002; Kuussaari et al., 2009).

Ihned po narušení biotopu je extinction debt úměrně vyšší na malých ploškách, jak je znázorněno na obrázku 6B. Vzhledem k tomu, že na malých ploškách se extinction debt projevuje rychleji, po nějaké době může extinction debt být vyšší na velkých plochách (Kuussaari et al., 2009).



Obrázek 6: Konceptní model extinction debt (Kuussaari et al., 2009)

(a) Srovnání reakce krátkověkých (oranžové tečky) a dlouhověkých (modré tečky) druhů na ztrátu biotopu. Fotografie na pravé straně ukazuje příklad dlouhověkých druhů – vytrvalá bylina (*Hippocrepis comosa*) a krátkověkých druhů – motýlů (*Polyommatus Coridon*).

(b) V souvislém prostředí dílčí vzorky z různých oblastí zobrazuje mírnější křivka vztahu druh-biotop (modré tečky), než ty v menších ploškách (oranžové tečky). Letecký snímek – odběr vzorků na různě velkých plochách v souvislém lese (modré skvrny) a v menších a větších izolovaných lesních fragmentech (oranžové skvrny). Obě osy jsou na logaritmické stupnici.

3.1 Reakce krátkověkých a dlouhověkých organismů na změny biotopu

Krátkověké a dlouhověké organismy reagují na změny biotopu různým způsobem. Studie Krausse et al. (2010) se zabývá vlivem fragmentace biotopu na krátkověké a dlouhověké druhy. Studie byla prováděna na 147 fragmentovaných travnatých porostech Evropy.

Klíčové ekologické funkce v travních porostech mají cévnaté rostliny jako primární producenti a motýli jako býložravci v larválním stádiu. Obě druhové skupiny se liší v dlouhověkosti. U dlouhověkého druhu se očekává, že s větší pravděpodobností ukazuje časově zpožděné vymírání ve srovnání s krátkou délkou života (Morris, Pfister, & Tuljapurkar, 2008).

Extinction debt cévnatých rostlin se projeví v budoucnu, naproti tomu nejvíce druhů motýlů vymřelo těsně po ztrátě stanoviště. Počet druhů motýlů tvořící extinction debt je minimální (Krauss et al., 2010). Krátkověké druhy mají kratší relaxation time, druhy po změně biotopu rychleji vymírají a pravděpodobně dosáhnou nové rovnováhy rychleji než druhy dlouhověké (obr. 6A), (Kuussaari et al., 2009).

3.2 Citlivost rostlin na změny biotopu

Cévnaté rostliny jsou v různé míře citlivé na fragmentaci a ztrátu biotopů. Jejich citlivost závisí na typu životní strategie a typu biotopu, ve kterém žijí. V oblasti Küssnacht ve Švýcarsku je flóra ochuzována řadou lidských aktivit, včetně ničení biotopů a fragmentace, eutrofizace a intenzifikace zemědělství (Stehlik, Caspersen, Wirth, & Holderegger, 2007).

17-28% všech cévnatých rostlin vymřelo v oblasti Küssnachu v průběhu minulého století. Největší ztráty druhů byly v oblastech mokřadů a loukách. Nejméně postiženy byly oblasti lesů a skal. Nejvíce náchylné k vyhynutí se v oblasti ukázaly vodní rostliny a letničky, následovaly hemikryptofyta a geofyta. Nejméně náchylné jsou fanerofyta a chamaefyta.

Druhy adaptované na chudé půdy utrpěly nejvýraznější ztráty ze všech typů biotopů, to je jasný důsledek eutrofizace půd (Stehlik et al., 2007).

Očekává se, že mnoho zbývajících druhů, a to jak vzácných, tak místně hojných tvoří extinction debt. Značná část flóry oblasti Küssnachtu pravděpodobně vyhyne v blízké budoucnosti. Vývoj v oblasti Küssnachtu je s největší pravděpodobností reprezentativní pro okolní švýcarské nížiny a příměstské krajiny většiny vyspělých zemích (Stehlik et al., 2007).

3.3 Extinction debt v boreálních lesích

Dřeviny boreálních lesů nejsou dobrou ukázkou velké diverzity, ale lesy jako takové obývá velké množství druhů skrývajících obrovskou diverzitu – jedná se například o tisíce druhů brouků závislých na rozkládajícím se dřevě, dřevokazné houby a další. V boreálních lesích Finska žije 20 000 – 45 000 druhů hub, rostlin a živočichů (Rassi et al., 2000). Většina těchto druhů se neumí přizpůsobit zavedení lesního hospodářství a v intenzivně obhospodařovaných lesích je jen zřídkakdy najdeme (Hanski & Ovaskainen, 2002).

Mnoho druhů již vyhynulo, zejména v jižní části země, která je delší dobu ovlivňována člověkem. Většina těchto lesů je již dlouho dobu intenzivně obhospodařována. Podíl druhů, který vyhyne v jižní polovině země se bude postupně zvyšovat na úroveň srovnatelnou s nejjižnější pobřežní oblastí. Nyní už se jen odhaduje, jak velký je v lesích jižního Finska extinction debt. S postupem přesunu intenzivního obhospodařování lesů od jihu na sever dochází k větší fragmentaci lesů a s tím spojenému vymírání druhů, které se neprojeví ihned, ale s časovým zpožděním (Hanski, 2000).

V současné době je ve Finsku 566 lesních druhů klasifikováno jako ohrožených (Rassi et al., 2000), tzn. 6% všech lesních druhů. Odhaduje se, že počet druhů, který je ohrožen svým zánikem v budoucnu následkem ztráty přirozených starých lesů, je až 1275 (Rassi et al., 2000).

3.4 Měření extinction debt

Extinction debt můžeme měřit různými způsoby v závislosti na množství známých dat (Kuussaari et al., 2009).

Pokud známe údaje o druhové diverzitě v minulosti, před fragmentací či jinou degradací krajiny, můžeme porovnávat druhovou diverzitu v minulosti a v současné proměněné krajině (obr. 7A). Pokud byla vyšší druhová diverzita v minulosti, než je

v současné proměněné krajině, mohli bychom předpokládat, že vymřelé druhy tvoří extinction debt. Lze odhadnout kolik druhů ještě kvůli degradaci krajiny vymře (Kuussaari et al., 2009).

Pro předpověď extinction debt v biotopu, ve kterém v minulosti došlo ke snížení rozlohy či ztrátě propojení s jiným biotopem, lze použít hodnoty rovnováhy počtu druhů v nenarušených biotopech. Rozdíl mezi předpokládaným počtem druhů, jež měly dosáhnout rovnováhy, a pozorovaným počtem druhů určuje velikost extinction debt (obr. 7B). Nutným předpokladem je, že v narušeném biotopu již bylo dosaženo rovnovážného stavu mezi druhy (Kuussaari et al., 2009).

Pokud je známý vztah mezi minulostí biotopu a diverzitou biotopu v minulosti, je možné odhadnout předpokládané množství druhů pro aktuální oblast. Tímto způsobem je možné odhadnout počet druhů, které vyhynuly v minulosti bezprostředně po fragmentaci či degradaci prostředí. Také lze odhadnout počet druhů, které by měly ještě vyhynout (obr. 7C), (Kuussaari et al., 2009).

Při opakovaném monitorování druhů po dostatečně dlouho dobu před i v průběhu změny přirozeného prostředí je k dispozici relaxation time. Po dosažení rovnovážného stavu druhů lze přímo vypočítat extinction debt (obr. 7D). Nicméně jen zřídka jsou takové to údaje k dispozici (Kuussaari et al., 2009).

V neposlední řadě lze hodnotit extinction debt pro jednotlivé druhy zvlášť, pomocí empirických údajů o populaci a prostorově explicitního modelování. Budoucí vymírání může být odvozeno z empirických dat o míře populačního růstu ve fragmentech biotopů a referenčních lokalitách s negativní mírou populačního růstu poukazující na pokles populace a dlouhodobé vymírání. Kombinace těchto empirických dat a modelování je potenciálně účinným způsobem pro hodnocení extinction debt (Kuussaari et al., 2009).

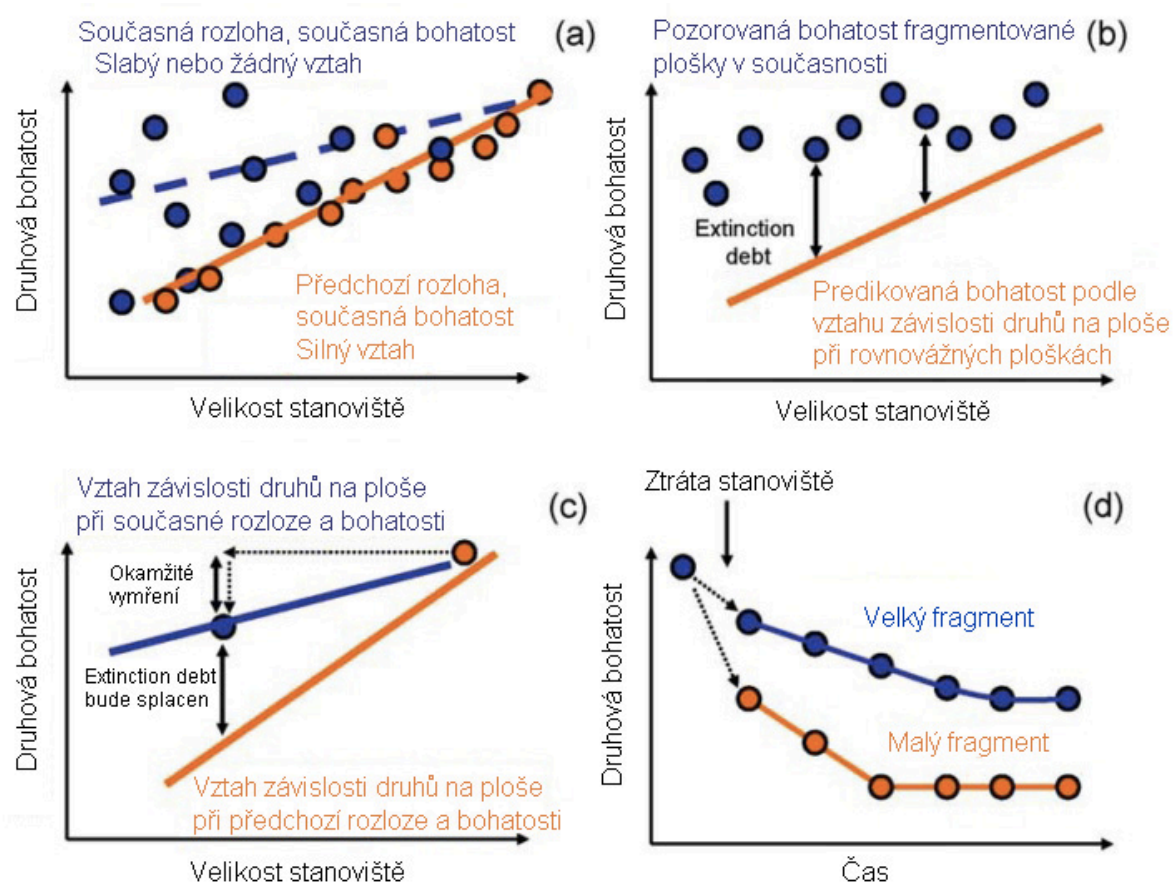
3.5 Shrnutí

Ztráta a fragmentace biotopů způsobené člověkem jsou již dlouho dominantními procesy v krajině a vedly ke změně životního prostředí, které jsou škodlivé pro většinu druhů (Hanski & Ovaskainen, 2002).

Účinky změn mohou být vidět v některých případech téměř okamžitě. Aby populace z narušeného prostředí vymizely zcela, často ale vyžaduje značné množství času (Kuussaari et al., 2009). Je známo, že ztráty biotopů a fragmentace ovlivňují silněji druhy z vyšších trofických úrovní než druhy z nižších trofických úrovní. Důvody pro silnější odezvu ve vyšších trofických úrovních by mohly být spojeny s nižším počtem populací, vyšší

variabilitou populace a silnou závislostí na nižší trofické úrovni (Krauss et al., 2010). Přehlížení časové prodlevy reakce populace a metapopulační dynamiky na změny biotopu může vést k podcenění počtu skutečně ohrožených druhů (Hanski & Ovaskainen, 2002).

V současných fragmentovaných a narušených krajinách, populace mnoha druhů může být na cestě předurčené k zániku, a to i bez výskytu jakýkoliv další ztrát biotopu (Krauss et al., 2010).



Obrázek 7: Čtyři přístupy k hodnocení extinction debt (Kuussaari et al., 2009)

(a) Detekce extinction debt pomocí vlastností biotopu v minulosti a současnosti.

(b) Odhad extinction debt ze vztahu závislosti počtu druhů na ploše u rovnovážných ploch.

(c) Odhad extinction debt na základě závislosti druhové bohatosti minulých a současných ploch na vlastnostech biotopu.

(d) Sledování extinction debt na základě dat časových řad.

4 Biotická homogenizace

„Biotická homogenizace se zvyšuje“, to je běžná fráze používaná v diskuzích o moderní krizi biodiverzity (M. L. McKinney & Lockwood, 1999). Biotická homogenizace je zrychlující fenomén v důsledku lidské nadvlády ve všech ekosystémech na Zemi (Peter, Harold, & Jerry, 1997). Ačkoli biotická homogenizace je stále větším problémem v oblasti ochrany přírody (Baskin, 1998), pochopení dynamiky homogenizace je velice náročné a dosud ne zcela prozkoumané (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; Rahel, 2002).

4.1 Pojem biotická homogenizace

Přesná definice biotické homogenizace se v odborné literatuře příliš často neobjevuje. První, kdo definoval biotickou homogenizaci současně jako nahrazení lokální bioty nepůvodními druhy, běžně introdukovanými lidmi, a nahrazení jedinečných endemických druhů již rozšířenými druhy, byly M. L. McKinney & Lockwood (1999). Později Rahel (2002) rozšířil a zevšeobecnil tuto definici: „biotická homogenizace je zvýšená podobnost bioty v průběhu času v důsledku nahrazení původních druhů nepůvodními druhy, obvykle v důsledku zavlečení lidmi.“

V obou studiích je biotická homogenizace definována jako proces, ve kterém se podobná společenstva napříč prostorem rozrůstají v průběhu doby v důsledku druhových invazí a vymírání.

Zavedená úzce fylogeneticky založená definice biotické homogenizace neodráží přesně skutečný mnohorozměrný charakter tohoto procesu. Olden (2006) ve své studii píše, že biotická homogenizace by měla být definována pluralisticky, popisovat širší, zastřešující ekologický proces, který zahrnuje invazi druhů, vymírání a změny prostředí, se zaměřením na to, jak jednotlivé druhy ztratily schopnost rozlišovat se (na všech úrovních organizace, včetně jejich genetických, taxonomických a funkčních vlastností) a jak se změnily v prostoru a čase (J. D. Olden, Rooney, & N, 2006; J. D. Olden, 2006).

I přes zvyšující se používání termínu biotické homogenizace v studiu ochrany přírody, je tento termín často používán nesprávně pouze jako synonymum pro invaze druhů, ztrátu původních druhů nebo změny druhové diverzity v čase. To odráží absenci přesvědčivého vymezení biotické homogenizace (J. D. Olden et al., 2006).

4.1.1 Zavlečený druh

Zavlečený druh je definován jako druh zavlečený do oblasti přes velké geografické bariéry (Richardson et al., 2000). Zavlečený druh je v odborné literatuře uváděn také jako introdukovaný, exotický, nepůvodní nebo cizí (J. Olden & Poff, 2003; Qian, 2008).

4.1.2 Archeofyta a neofyta

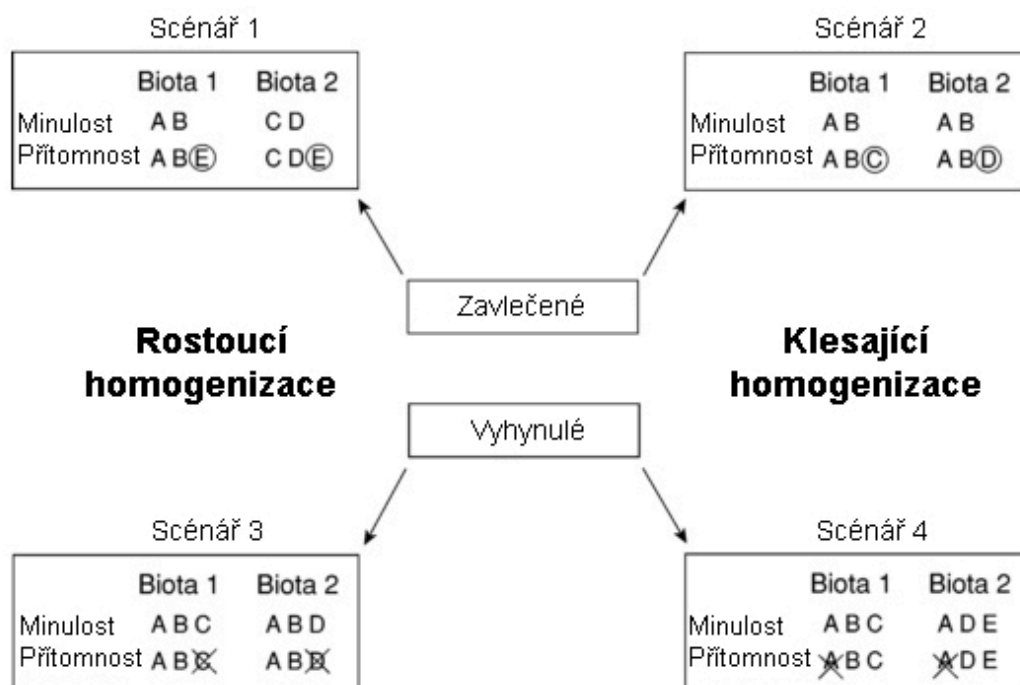
U studií, zabývajících se zavlečením cizích druhů rostlin, se nepůvodní druhy rozdělují na dvě skupiny podle doby, kdy byly zavlečeny, a místa původu. Rostliny zavlečené před rokem 1500 jsou označovány jako *archeofyta* a rostliny zavlečené po roce 1500 jsou označovány jako *neofyta*. Rok 1500 znamená zahájení evropského průzkumu Severní a Jižní Ameriky. Tento historický moment znamená přechod z regionálního (Středomoří, JV Evropy) na globální (Severní Amerika, Asie) šíření nepůvodních druhů, a to ať úmyslně či neúmyslně (La Sorte et al., 2008).

Doba od zavlečení nepůvodních druhů na stanoviště do doby, kdy je prováděn výzkum, je nazývána *residence time* (Rejmánek, 2000). Tam, kde je *residence time* dlouhý, budou mít nepůvodní druhy tendenci zabírat většinu vhodných biotopů a lokalit v celé oblasti. Tím budou přispívat ke zvýšení biotické homogenizace a zároveň budou snižovat beta diverzitu (prostorový obrat druhů mezi oblastmi). Takovéto chování je v rámci evropské flóry typické pro archeofyta. Naopak nedávno zavlečené druhy s krátkým *residence time* jsou schopny pobývat pouze v některých vhodných biotopech a lokalitách. Tím dočasně přispívají k biotické diferenciaci mezi regiony (Kühn & Klotz, 2006; La Sorte et al., 2008; Lososová, Chytrý, & Tichý, 2012; Rejmánek, 2000).

4.2 Diferenciace

Diferenciace je proces opačný k homogenizaci druhů (J. D. Olden et al., 2006). Vysazování cizích druhů může způsobit snížení biotické homogenizace mezi oblastmi, kde jsou různé druhy zavlečeny a trvale přetrvávají (obr. 8). Tento proces se nazývá biotická diferenciace (J. Olden & Poff, 2003; Qian, 2008). Nicméně v průběhu času se nepůvodní druhy často šíří do dalších oblastí. Způsobují zvýšení biotické homogenizace mezi těmito oblastmi a vymírání druhů (obr. 8). Tím, stále díky zavlečení nepůvodních druhů, začne převažovat proces biotické homogenizace nad diferenciací (J. Olden & Poff, 2003; Rooney, Wiegmann, Rogers, & Waller, 2004).

Podle definice povede biotická homogenizace k poklesu beta diverzity, zatímco biotická diferenciacce povede ke zvýšení beta diverzity (J. Olden & Poff, 2003; Qian & Guo, 2010).



Obrázek 8: Zavlečení druhů a vymření druhů může snížit nebo zvýšit míru podobnosti složení druhů mezi různými oblastmi. Zavlečené druhy jsou označeny kroužky a vyhynulé druhy jsou přeškrtnuté (Rahel, 2002).

Scénář 1: Zavlečení druhů zvyšuje homogenizaci, pokud je stejný kosmopolitní druh zavlečený do míst s původně zcela odlišným složením druhů.

Scénář 2: Introdukce druhů snižuje homogenizaci, pokud jsou různé druhy zavlečeny do míst s původně stejným složením druhů.

Scénář 3: Vymření druhů zvyšuje homogenizaci, když dva různé druhy na dvou různých místech s jinak podobným složením druhů vymřou.

Scénář 4: Vymření druhů snižuje homogenizaci, pokud dojde k vymření běžného druhu na dvou různých místech s jinak zcela odlišným složením druhů.

4.3 Typy biotické homogenizace

Biotická homogenizace je obecně označována jako zvýšení prostorové podobnosti určité biologické proměnné v čase. Biotickou homogenizaci lze rozlišit na genetickou, taxonomickou a funkční homogenizaci (J. D. Olden, Leroy Poff, Douglas, Douglas, & Fausch, 2004).

4.3.1 Genetická homogenizace

Genetická homogenizace je definována jako zvýšení genetické podobnosti genofundu v čase, v důsledku vnitřní a mezidruhové hybridizace především nepůvodních druhů. Genetická homogenizace může být definována z hlediska složení alel určitého lokusu nebo sady lokusů (tj. identita genotypů) nebo jejich četností či frekvencí (tj. relativní výskyt genotypů). Genetická homogenizace nemusí být hodnocena pouze podle odchylek genofundu, ale také například podle indexů genetické podobnosti (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; J. D. Olden et al., 2004). Hodnocení podle indexů genetické podobnosti využívá tzv. srovnávacích prostorových rámců. To znamená, že prostorový rámec narušené populace je srovnáván s prostorovým rámcem zdrojové nenarušené populace a naopak (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; J. D. Olden et al., 2004; J. D. Olden, 2006).

Genetická homogenizace není příliš často zkoumána v časovém rámci (před a po narušení biotopu), protože neexistují žádné genetické základní údaje, který by byly shromážděny před začátkem homogenizačního procesu. Tím je znemožněno objasnění výzkumu genetických následků homogenizace, k němuž je zapotřebí časového kontextu (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; J. D. Olden et al., 2004; J. D. Olden, 2006).

4.3.2 Taxonomická homogenizace

Taxonomickou homogenizaci Olden (2006) definuje velmi široce jako nárůst taxonomické podobnosti dvou nebo více biot během specifického časového intervalu. Jinak řečeno jako pokles beta biodiverzity v průběhu času. Taxonomická homogenizace se týká zvýšení fylogenetické podobnosti bioty v průběhu času v důsledku introdukce kosmopolitních druhů a vyhlazení endemických druhů. Taxonomická homogenizace je zkoumána na základě přítomnosti nebo absence druhů v biotopu. Podle získaných údajů je pak porovnávána míra podobnosti složení společenstev. (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; J. D. Olden et al., 2004). Termín biotická homogenizace je často chybně používán, jeho význam je zužován na taxonomickou homogenizaci (J. D. Olden et al., 2006).

4.3.3 Funkční homogenizace

Funkční homogenizace je definována jako zvýšení funkční podobnosti bioty v čase. Může být způsobována například ztrátou druhů s unikátními funkčními vlastnostmi. Jeden

z přístupů hodnocení funkční podobnosti je založen na přítomnosti nebo nepřítomnosti vlastností druhů v populaci (J. D. Olden et al., 2004; J. D. Olden, 2006).

4.4 Příčiny homogenizace

Biotická homogenizace je komplikovaný problém zahrnující mnoho komplexních aspektů krize biodiverzity, jako je například vymírání druhů, invaze druhů, odstranění nebo střídání biotopů (M. L. McKinney & Lockwood, 1999; Rahel, 2002).

V celosvětové míře je biotická homogenizace sledována jako výsledek dvou hlavních vlivů: změny biotopů a přeprava exotických druhů. Změny biotopů podporují ztráty lokálních endemických druhů, které nejsou schopny akceptovat lidské zásahy, zatímco zvýšení světového transportu podporuje rozšiřování nepůvodních druhů. Mnohým z těchto nepůvodních druhů se v disturbovaném prostředí daří a tak homogenizují i relativně nedisturbovaná místa (M. Williamson, 1996; Qian & Guo, 2010).

Studie Kühna & Klotze (2006) v německých městech ukazuje, že jedna z možných příčin biotické homogenizace by také mohla být urbanizace. Zvyšování počtu běžných původních druhů a archeofyt a vymírání různých původních vzácných druhů vedou k biotické homogenizaci a mohou být následkem urbanizace. Některé nepůvodní druhy jsou schopny přežít nepříznivé podmínky v městských oblastech, zatímco původní druhy se těmto podmínkám nejsou schopny přizpůsobit (Kühn & Klotz, 2006).

4.5 Závislost biotické homogenizace na ekologických a biologických vlastnostech druhů

Studii testující závislost biotické homogenizace na typu prostředí, invazivních druzích, na životní strategii a rozdílu mezi dřevinami a bylinami prováděl Qian na území 64 států a provinciích USA (Qian & Guo, 2010).

Podle této studie závisí biotická homogenizace na všech testovaných ekologických i biologických vlastnostech. Mokřady, invazivní rostliny, jednoleté a dvouleté bylinné nepůvodní rostliny mají tendenci výrazně homogenizovat flóru na celostátní úrovni. Naproti tomu neinvazivní druhy a dřevnaté nepůvodní druhy mají tendenci flóru spíše diferencovat. U homogenizující skupiny rostlin byla prokázána významně nižší beta diverzita než v horských oblastech, u původních druhů a nepůvodních trvalek a dřevin (Qian & Guo, 2010).

4.6 Vývoj nepůvodních druhů v evropské městské flóře v závislosti na době zavlečení

Vývoj nepůvodních druhů v městské flóře je mimo jiné závislý na době zavlečení. K tomuto závěru dospělo ve svých studiích několik vědeckých týmů (Lososová et al., 2012; Kühn & Klotz, 2006; La Sorte et al., 2008). Jednou z nejrozsáhlejších studií, zabývajících se problematikou biotické homogenizace v městské flóře, je studie vědeckého týmu docentky Lososové. Výzkum byl prováděn ve 32 městech střední Evropy, Nizozemí a Belgie. Ve všech testovaných městech žije minimálně 100 000 obyvatel a podléhají podobnému urbanizačnímu tlaku. Urbanizační tlak je udáván mírou ruchu, intenzitou dopravy a obchodu, množstvím zástavby, omezeným rozptylem rostlinných druhů z polopřirozené vegetace v okolí města do městských center (Lososová et al., 2012).

Lososová et al. (2012) ve své práci testuje dvě hypotézy týkající se vývoje nepůvodních druhů v evropské městské flóře v závislosti na době zavlečení:

1) „Flóra ve městech centrální Evropy je homogenizována kvůli rozšíření nepůvodních druhů.“ Tato hypotéza byla vyvrácena. Lososová et al. (2012) došla k závěru, že nepůvodní druhy více přispívají k diferenciaci společenstev než k homogenizaci. Ke stejným závěrům jako Lososová et al. (2012) dochází i výzkum Kühna & Klotze (2006) v Evropě a například M. L. McKinneyho (2004) v USA. Tímto výsledkem se ale dostává do sporu s výsledky výzkumu Qiana & Guoa (2010), který uvádí, že homogenizace způsobená nepůvodními druhy převažuje nad diferenciací.

2) „Cizí druhy s delší dobou pobytu v cílové oblasti přispívají k biotické homogenizaci, zatímco ty s kratší dobou pobytu mají opačný efekt, způsobují diferenciaci.“ Tato hypotéza byla potvrzena. Potvrzením druhé testované hypotézy Lososová et al. (2012) vysvětluje rozpor se studií Qiana & Guoa (2010). Podle Lososové et al. (2012) mají archeofyta tendenci přispívat k homogenizaci. Obrácený efekt byl zjištěn u neofyt, ta zvyšují diferenciaci mezi stanovišti. Důvod byl již v této práci popsán, neofyta neměla dostatek času k rozšíření (Lososová et al., 2012).

Výsledky výzkumu Lososové et al. (2012) demonstrují, že biotická homogenizace centrální evropské městské flóry závisí na čase, kdy byly nepůvodní druhy zavlečeny. Ačkoli nedávno zavlečené druhy obvykle zvyšují diferenciaci mezi odlišnými místy, nepůvodní druhy mají tendenci přispívat k homogenizaci (Lososová et al., 2012). Tuto teorii podporují i výsledky studie Kühna a Klotze (2006) prováděné v německých městech. Tyto závěry rovněž

podporuje i studie La Sorte et al. (2008) zabývající se podobnou problematikou v dalších 22 městech Evropy.

La Sorte et al. (2008) závěry rozšiřuje ještě o vliv nepůvodních druhů na beta diverzitu mezi evropskou městskou flórou. Podle něj lze odhadnout, jaký vliv budou mít nepůvodní druhy na beta diverzitu. Tento odhad je prováděn na základě doby, kdy byly nepůvodní druhy zavlečeny, a podle místa jejich původu. Archeofyta představují dlouhodobé a úspěšné družení s lidskou činností. V současné době archeofyta způsobují snížení beta diverzity v širokém regionálním měřítku. Vliv neofyt na beta diverzitu je vidět v městských oblastech. V současnosti neofyta ve městech napomáhají vysoké beta diverzitě a podporují spíše diferenciaci společenstev (La Sorte et al., 2008).

4.7 Shrnutí

Aktuální globální změny mohou výrazně ovlivnit biodiverzitu na globální, regionální a lokální úrovni. V celosvětovém měřítku ničení biotopů a zavlečení nepůvodních druhů přispívá k poklesu druhového bohatství (Sax & Gaines, 2003).

Obecně se globální diverzita druhů snižuje. Předpokládá se, že diverzita druhů se bude snižovat i nadále, dokud rychlost vymírání druhů nepřekročí rychlost speciace. Naproti tomu se zdá, že biodiverzita na regionální úrovni se zvyšuje u mnoha taxonomických skupin či zůstává relativně beze změny. Jen v několika málo případech jsou vidět důkazy o regionálním poklesu diverzity druhů. Na lokální úrovni v antropogenních prostředích, jako jsou parkoviště, sídliště a zemědělské oblasti, biodiverzita (alespoň těch druhů, které mohou přetrvávat bez lidské pomoci) dramaticky klesla (Sax & Gaines, 2003).

Biotická homogenizace je nyní považována za jednu z nejvýznamnějších forem biotické chudoby na celém světě. Tento trend se bude pravděpodobně i nadále zvyšovat díky antropogenním silám spojenými s rostoucí lidskou populací (J. Olden & Poff, 2003).

5 Urbanizace

Urbanizace je jedna z hlavních příčin vymírání druhů. V USA urbanizace ohrožuje více druhů než jakékoli jiné lidské činnosti (Czech, Krausman, & Devers, 2000). Důvodem je, že změna biotopu urbanizací je drastická a čím dál tím rozšířenější. Velké plochy jsou odlesňovány, zpevňovány a výrazně měněny způsobem, který často překračuje změny biotopů, které nastanou díky těžbě, tradičnímu zemědělství a mnoha dalším způsobům využití půdy (Marzluff & Ewing, 2001). Plochy jsou během růstu měst dlouhodobě modifikovány. Jejich modifikace se zesiluje s časem, takže není prostor pro sukcesi. Masivní disturbance vytvořené růstem měst nejen ničí biotopy původních druhů, ale vytváří biotopy nové, vhodné pro relativně málo druhů, které jsou schopny se adaptovat na městské nebo příměstské podmínky (M. McKinney, 2006).

Urbanizace je též jednou z nejvíce homogenizujících lidských aktivit. Jeden důvod je jejich výjimečně jednotná příroda: města jsou biotopy konstruovány téměř výhradně k pokrytí relativně úzkých požadavků jednoho druhu, *Homo sapiens*. Výsledkem jsou města, velmi podobná na celém světě: silnice, mrakodrapy, bydlení na předměstí; jsou téměř nerozeznatelná. Také města obvykle rostou se zrychlením a jejich homogenizační vliv se zvětšuje, změny využití půdy se zintenzivňují (M. McKinney, 2006).

Města se celosvětově rozrůstají téměř ve všech lokalitách. Očekává se, že světová populace by se v následujících 30 letech měla zvýšit o 2 miliardy lidí. Téměř veškerý nárůst lidí by se měl koncentrovat v urbanizovaných prostředích (M. McKinney, 2006).

Například v Americe žije okolo 80% populace ve městě nebo blízko města, z toho 50% populace žije na předměstích a 30% lidí ve velkoměstech. Kolem 5% celkové plochy USA je pokryto městskými nebo jinými stavbami. To je více půdy než kolik pokrývají národní parky a další chráněné oblasti. Rychlost růstu využívání městské půdy se zvyšuje mnohem více než zachovávání parků a chráněných oblastí (M. L. McKinney, 2002).

Ve srovnání s USA je urbanizace v Evropě nižší. V roce 2008 byla urbanizace v Evropě 72%. Předpokládá se, že v roce 2020 urbanizace stoupne na 80% (EEA, 2008). Česká republika je, co se týká urbanizace mírně nad průměrem Evropy. V roce 2011 byla urbanizace České republiky 73,4% (CIA, 2011).

Mnoho studií ukazuje, že výstavba a rozvoj měst a velkoměst podporují ztrátu původních druhů a jejich nahrazení nepůvodními druhy. Fyzické změny podél gradientu městské jádro – venkovské prostředí výrazně ovlivňují dostupná stanoviště pro původní rostliny. Tyto fyzické změny mají nárůst směrem k městskému jádru u několika ukazatelů:

hustota obyvatelstva, hustota silnic, fragmentace původní vegetace, znečištění ovzduší a půdy, průměrná teplota, průměrné roční srážky, zhutnění půdy, zásaditost půdy a další indikátory lidské disturbance. Procento oblastí, které jsou nepropustné (dlažba, asfalt a stavby), se pohybuje v rozmezí od více než 50% v městském jádře do méně než 20% na okraji měst (M. L. McKinney, 2002).

Podíl nepůvodních rostlinných druhů v lidském osídlení se vždy zvyšuje s časem. V New Yorku (USA) za posledních 150 let vymizelo 578 původních druhů z 1357 původních druhů, ztráta byla přibližně 43%. Naopak New York (USA) získal 411 nepůvodních druhů (DeCandido, Muir, & Gargiullo, 2004). Podobně v posledním století v Needhamu (Massachusetts) vymizelo kolem 330 původních druhů rostlin (okolo 44% původního bohatství) a přibylo přes 200 nepůvodních druhů (Standley, 2003). V posledních 120 letech Plzeň (Česká republika) ztratila 368 původních druhů (Chocholoušková & Pyšek, 2003). V Adelaide (Austrálie) mezi léty 1836 a 2002 zmizelo nejméně 89 druhů původních rostlin a přibylo 617 nepůvodních druhů (Tait, Daniels, & Hill, 2005).

Jiné studie ukazují nahrazení původních druhů nepůvodními a zkoumají prostorový pattern. Tyto studie jsou běžnější než časové studie, protože mají snadno dostupná data. Jak analýzy téměř vždy ukazují, u mnoha taxonů zvyšující se intenzita městské činnosti způsobuje zvýšení bohatství nepůvodních druhů rostlin a bohatství původních druhů rostlin s časem klesá (M. McKinney, 2006). Například poměr nepůvodních druhů se zvyšuje z 6% mimo město Berlín, na 30% na předměstích a na 50% v nejvíce urbanizovaných místech ve městě (Kowarik, 1995). Tento trend zvyšujícího se podílu nepůvodních druhů směrem k městskému jádru je také znám u ptáků, savců a hmyzu (M. McKinney, 2006).

Ačkoliv urbanizace způsobuje ničení původních biotopů a je považováno za hlavní hrozbu biodiverzity (M. McKinney, 2006), města mají větší diverzitu druhů rostlin než místa, která města obklopují. To by mohlo být částečně připisováno přílivu nepůvodních druhů (M. L. McKinney, 2004) a částečně přírodním faktorům. Některé části měst byly totiž stavěny v oblastech přirozené heterogenity, která podporuje přirozenou diverzitu rostlin (Kühn & Klotz, 2006).

Městské oblasti se stále rozvíjejí. Je pravděpodobné, že i nadále budou mít intenzivní vliv na biodiverzitu. Ve stále urbanizovaném světě se bude vliv městského prostředí neustále rozšiřovat, a to nejen v urbanizovaných oblastech, ale i mimo ně (La Sorte et al., 2008).

6 Závěr

Současná krajina se musí vyrovnávat s mnoha lidskými zásahy, musí čelit silnému lidskému tlaku. Fragmentace biotopů je jedním ze závažných problémů současné krajiny. V současné krajině existují přirozeně fragmentované biotopy, nicméně ve velké míře dochází k fragmentaci biotopů způsobené lidskou činností. Za fragmentací biotopů stojí intenzifikace zemědělství, těžba lesa či rozšiřování měst. Fragmentace biotopů postihuje ve větší míře snadno dostupná místa, postihuje zejména rovinatější oblasti, místa s nižší nadmořskou výškou a místa s úrodnější půdou. Naopak v menší míře fragmentace postihuje kopcovité oblasti s vysokou topografickou variabilitou. Jednou z hlavních příčin fragmentace biotopů je v dnešní době urbanizace. Urbanizace v současnosti roste velkou rychlostí a ovlivňuje všechny biotopy v okolí města. Míra urbanizace v Evropě v roce 2008 byla 72% a předpokládá se, že do roku 2020 stoupne až na 80% (EEA, 2008).

Reakce druhů na fragmentaci jsou různé. Závisí na vlastnostech druhů, jak na fragmentaci biotopu zareagují. Nejnáchylnější druhy mají velmi specializovanou niku, jejich pre-fragmentační hojnost je nízká a jsou součástí vyšších trofických úrovní. Fragmentace biotopu může zapříčinit až vymření druhu. K extinkci druhů nemusí dojít okamžitě. Extinkce se může projevit až s určitým časovým zpožděním. Jak velký bude relaxation time, záleží na tom, zda jsou druhy krátkověké nebo dlouhověké. Krátkověké druhy mají krátký relaxation time a je u nich těžké pozorovat extinction debt. Dlouhověké druhy mají relaxation time dlouhý a je tedy u nich možné extinction debt předpovídat. Přehlížení časové prodlevy reakce populace a metapopulační dynamiky na změny biotopu může vést k podcenění počtu skutečně ohrožených druhů (Hanski & Ovaskainen, 2002).

Extinkce druhů je jednou z příčin biotické homogenizace. Další prokázanou příčinou biotické homogenizace je introdukce. Introdukce ale působí na biotu dvojím způsobem. Jakým způsobem záleží na residence time daného druhu. Pokud bude residence time dostatečně dlouhý, introdukované druhy budou podporovat homogenizaci druhu v daném místě. Pokud ale nebude residence time dostatečně dlouhý, introdukované druhy budou napomáhat diferenciaci společenstva. Tyto dva procesy jsou v urbanizovaném prostředí dobře viditelné zároveň. Archeofyta v městských prostředích podporují homogenizaci, neofyta podporují diferenciaci.

V celosvětovém měřítku ničení biotopů a zavlečení nepůvodních druhů přispívá k poklesu druhového bohatství (Sax & Gaines, 2003).

Tato bakalářská práce se věnuje problematice fragmentace a homogenizace lesních společenstev v urbanizovaném prostředí. Problematice fragmentace a homogenizace v urbanizovaném prostředí se věnuje řada vědeckých studií. Tyto studie se však nezaměřují na fragmentaci a homogenizaci lesních společenstev. Fragmentace a homogenizace lesních společenstev v urbanizovaném prostředí není celosvětovým problémem, a proto se jimi studie nezabývají. Výzkum fragmentace a homogenizace lesních společenstev v urbanizovaném prostředí je pouze regionálním problémem. V celosvětovém měřítku není zcela běžné, aby ve velkých městech byla lesní společenstva. Ve své diplomové práci bych se právě proto touto problematikou chtěla zabývat.

7 Použitá literatura

- Baskin, Y. (1998). Winners and Losers in a Changing World. *BioScience*, vol. 48, iss. 10, pp. 788–792.
- Bennett, A., & Saunders, D. (2010). Habitat fragmentation and landscape change. *Conservation Biology for All*, Oxford University Press, pp. 88–106, ISBN-13: 9780199554232.
- Bhattacharya, M., Primack, R. B., & Gerwein, J. (2003). Are roads and railroads barriers to bumblebee movement in a temperate suburban conservation area? *Biological Conservation*, vol. 109, iss. 1, pp. 37–45.
- Brooks, T. M., Pimm, S. L., & Oyugi, J. O. (1999). Time Lag between Deforestation and Bird Extinction in Tropical Forest Fragments. *Conservation Biology*, vol. 13, iss. 5, pp. 1140–1150.
- Burkey, T. V. (1995). Extinction Rates in Archipelagoes: Implications for Populations in Fragmented Habitats. *Conservation Biology*, vol. 9, iss. 3, pp. 527–541.
- Central Intelligence Agency. *The World Factbook* [online]. 2014 [cit. 2014-08-14]. Dostupné z: <https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook/geos/ez.html>
- Czech, B., Krausman, P. R., & Devers, P. K. (2000). Economic Associations among Causes of Species Endangerment in the United States. *BioScience*, vol. 50, iss. 7, pp. 593.
- DeCandido, R., Muir, A. A., & Gargiullo, M. B. (2004). A First Approximation of the Historical and Extant Vascular Flora of New York City: Implications for Native Plant Species Conservation. *Journal of the Torrey Botanical Society*, vol. 131, iss. 3, pp. 243.
- Diamond, J. M. (1972). Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Science*, vol. 69, iss. 11, pp. 3199–3203.
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, vol. 81, iss. 1, pp. 117–142.
- Fagan, W. (2002). Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology*, vol. 83, iss. 12, pp. 3243–3249.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 34, iss. 1, pp. 487–515.
- Hanski, I. (2000). Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 37, pp. 271–280.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2002). Extinction debt at extinction threshold. *Conservation Biology*, vol. 16, iss. 3, pp. 666–673.

- Harrison, S., & Bruna, E. (1999). Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? *Ecography*, vol. 22, iss. 3, pp. 225–232.
- Chocholoušková, Z., & Pyšek, P. (2003). Changes in composition and structure of urban flora over 120 years: a case study of the city of Plzeň. *Flora*, vol. 198, pp. 366–376.
- Iida, S., & Nakashizuka, T. (1995). Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *Forest Ecology and Management*, vol. 73, iss. 1-3, pp. 197–210.
- Kowarik, I. (1995). On the role of alien species in urban flora and vegetation, *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*, SPB Academic Publishing, pp. 85–103, ISBN-13: 9789051030976.
- Krauss, J., Bommarco, R., Guardiola, M., Heikkinen, R. K., Helm, A., Kuussaari, M., ... Steffan-Dewenter, I. (2010). Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, vol. 13, iss. 5, pp. 597–605.
- Kühn, I., & Klotz, S. (2006). Urbanization and homogenization – Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, vol. 127, iss. 3, pp. 292–300.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., ... Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 24, iss. 10, pp. 564–71.
- La Sorte, F. A., McKinney, M. L., Pyšek, P., Klotz, S., Rapson, G. L., Celesti-Grapow, L., & Thompson, K. (2008). Distance decay of similarity among European urban floras: the impact of anthropogenic activities on β diversity. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 17, iss. 3, pp. 363–371.
- Leisnham, P., & Jamieson, I. (2002). Metapopulation dynamics of a flightless alpine insect *Hemideina maori* in a naturally fragmented habitat. *Ecological Entomology*, vol. 27, pp. 574–581.
- Lindborg, R., & Eriksson, O. (2004). Historical Landscape Connectivity Affects Present Plant Species Diversity. *Ecology*, vol. 85, iss. 7, pp. 1840–1845.
- Lososová, Z., Chytrý, M., & Tichý, L. (2012). Biotic homogenization of Central European urban floras depends on residence time of alien species and habitat types. *Biological Conservation*, vol. 145, iss. 1, pp. 179–184.
- MacArthur, Robert H.; Edward O. Wilson (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J.: Princeton University Press. pp. 203, ISBN 978-0-691-08836-5
- Marzluff, J. M., & Ewing, K. (2001). Restoration of Fragmented Landscapes for the Conservation of Birds: A General Framework and Specific Recommendations for Urbanizing Landscapes. *Restoration Ecology*, vol. 9, iss. 3, pp. 280–292.
- McKinney, M. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, vol. 127, iss. 3, pp. 247–260.

- McKinney, M. L. (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience*, vol. 52, iss. 10, pp. 883–890.
- McKinney, M. L. (2004). Do Exotics Homogenize or Differentiate Communities? Roles of Sampling and Exotic Species Richness. *Biological Invasions*, vol. 6, iss. 4, pp. 495–504.
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 14, iss. 11, pp. 450–453.
- Miller, M. D. (2012). The impacts of Atlanta’s urban sprawl on forest cover and fragmentation. *Applied Geography*, vol. 34, pp. 171–179.
- Morris, W., Pfister, C., & Tuljapurkar, S. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology*, vol. 89, iss. 1, pp. 19–25.
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, vol. 33, iss. 12, pp. 2027–2039.
- Olden, J. D., Leroy Poff, N., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 19, iss. 1, pp. 18–24.
- Olden, J. D., Rooney, T. P., & N, P. S. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, vol. 15, pp. 113–120.
- Olden, J., & Poff, N. (2003). Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, vol. 162, iss. 4, pp. 442–460.
- Peter, M., Harold, A., & Jerry, M. (1997). Human domination of Earth’ s ecosystems. *Science*, vol. 277, pp. 494–499.
- Qian, H. (2008). A latitudinal gradient of beta diversity for exotic vascular plant species in North America. *Diversity and Distributions*, vol. 14, iss. 3, pp. 556–560.
- Qian, H., & Guo, Q. (2010). Linking biotic homogenization to habitat type, invasiveness and growth form of naturalized alien plants in North America. *Diversity and Distributions*, vol. 16, pp. 119–125.
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 33, iss. 1, pp. 291–315.
- Rassi, P., Mannerkoski, I., Peltonen, S.-L. & Alanen, A. 2000: 2nd red data book of Finland. — Report, Ministry of Environment, Helsinki. In: Hanski, I. (2000). Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 37, pp. 271–280.
- Rejmánek, M. (2000). Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology*, vol. 25, iss. 5, pp. 497–506.

- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, vol. 6, pp. 93–107.
- Riitters, K. H., Coulston, J. W., & Wickham, J. D. (2012). Fragmentation of forest communities in the eastern United States. *Forest Ecology and Management*, vol. 263, pp. 85–93.
- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A., & Waller, D. M. (2004). Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, vol. 18, iss. 3, pp. 787–798.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., ... Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science (New York, N.Y.)*, vol. 287, iss. 5459, pp. 1770–1774.
- Sax, D. F., & Gaines, S. D. (2003). Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 18, iss. 11, pp. 561–566.
- Standley, L. A. (2003). The Plants of Needham, Massachusetts 100 years of Change, *Needham Conservation Commission*, p.14.
- Stehlik, I., Caspersen, J. P., Wirth, L., & Holderegger, R. (2007). Floral free fall in the Swiss lowlands: environmental determinants of local plant extinction in a peri-urban landscape. *Journal of Ecology*, vol. 95, iss. 4, pp. 734–744.
- Tait, C. J., Daniels, C. B., & Hill, R. S. (2005). Ecological Applications. *Ecological Applications*, vol. 15, iss. 1, pp. 346–359.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., ... Swackhamer, D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science (New York, N.Y.)*, vol. 292, iss. 5515, pp. 281–4.
- Tilman, D., May, R., Lehman, C., & Nowak, M. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Letter to Nature*, vol. 371, iss. 6492, pp. 65–66.
- Urbanisation in Europe: limits to spatial growth. *European Environmental Agency* [online]. 2014 [cit. 2014-08-14]. Dostupné z: <http://www.eea.europa.eu/media/speeches/urbanisation-in-europe-limits-to-spatial-growth>
- Watson, D. (2002). A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of Biogeography*, vol. 29, pp. 823–834.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. (1986). Habitat fragmentation in the temperature zone. *Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity*. pp. 237-256, ISBN 0878937951
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. New York: Chapman, p. 244. ISBN 04-125-9190-1

8 Seznam obrázků

Obrázek 1: Proces fragmentace biotopu, kde velká rozloha biotopu je transformována do několika menších plošek menší celkové plochy, izolované od sebe krajinou maticí. Černé oblasti představují biotop a bílé oblasti představují krajinou matici (Fahrig, 2003).

Obrázek 2: Ztráta částí biotopu i ztráta kontinuity biotopu má za následek menší plošky. Proto samotná velikost plošky není jednoznačné měřítko k určování množství částí biotopu nebo fragmentace kontinuity biotopu samotného.

Obrázek 3: Ilustrace ztráty přirozeného prostředí. Očekávané dopady fragmentace biotopů jsou: (a) zvýšení počtu plošek, (b) zmenšení průměrné velikosti plošek, (c) zvýšení průměrné izolace plošky. Aktuální změny jsou označeny šipkami.

Obrázek 4: Předpokládané reakce druhového bohatství na změny pěti hlavních prostorových atributů fragmentů biotopů.

Obrázek 5: Předpokládané reakce druhů na základě jejich vlastností na pět hlavních prostorových atributů fragmentace biotopů.

Obrázek 6: Konceptní model extinction debt

*(a) Srovnání reakce krátkověkých (oranžové tečky) a dlouhověkých (modré tečky) druhů na ztrátu biotopu. Fotografie na pravé straně ukazuje příklad dlouhověkých druhů – vytrvalá bylina (*Hippocrepis comosa*) a krátkověkých druhů – motýlů (*Polyommatus Coridon*).*
(b) V kontinuálním prostředí dílčí vzorky z různých oblastí vykazují mělčí vztah druh-biotop (modré tečky), než ti ve fragmentovaném prostředí (oranžové tečky). Letecký snímek – odběr vzorků na různě velkých plochách v kontinuálním lese (modré skvrny) a v menších a větších izolovaných lesních fragmentech (oranžové skvrny). Obě osy jsou na logaritmické stupnici

Obrázek 7: Čtyři přístupy k hodnocení extinction debt

(a) Detekce extinction debt pomocí vlastností biotopu v minulosti a současnosti.
(b) Odhad extinction debt ze vztahu závislosti počtu druhů na ploše u rovnovážných ploch.
(c) Odhad extinction debt na základě závislosti druhové bohatosti minulých a současných ploch na vlastnostech biotopu.
(d) Sledování extinction debt na základě dat časových řad.

Obrázek 8: Zavlečení druhů a vymření druhů může snížit nebo zvýšit míru podobnosti složení druhů mezi různými oblastmi. Zavlečené druhy jsou označeny kroužky a vyhynulé druhy jsou přeškrtnuté.

Scénář 1: Zavlečení druhů zvyšuje homogenizaci, pokud je stejný kosmopolitní druh zavlečený do míst s původně zcela odlišným složením druhů.

Scénář 2: Introdukce druhů snižuje homogenizaci, pokud jsou různé druhy zavlečeny do míst s původně stejným složením druhů.

Scénář 3: Vymření druhů zvyšuje homogenizaci, když dva různé druhy na dvou různých místech s jinak podobným složením druhů vymřou.

Scénář 4: Vymření druhů snižuje homogenizaci, pokud dojde k vymření běžného druhu na dvou různých místech s jinak zcela odlišným složením druhů.